

Potenciales evocados como marcadores neurofisiológicos de la percepción y el reconocimiento de caras

Event-related potentials as neurophysiological markers of face perception and face recognition

Recibido: Junio de 2010
Aceptado: Julio de 2011

Ela I. Olivares,

Universidad Autónoma de Madrid

Cristina Saavedra

Colegio Universitario Cardenal Cisneros

Jaime Iglesias

Universidad Autónoma de Madrid

Nota de autor: Ela I. Olivares. Departamento de Psicología Biológica y de la Salud. Facultad de Psicología. Universidad Autónoma de Madrid. Campus de Cantoblanco, 28049 Madrid. Fax: +34 914975215, E-mail: ela.olivares@uam.es.

Agradecimientos: Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia de España (Proyectos de investigación SEJ 2006-07089/ PSIC y SEJ 2007-67858).

Resumen

La percepción y el reconocimiento de caras como funciones cerebrales complejas de gran relevancia psicobiológica son objeto de estudio por parte de la comunidad neurocientífica desde hace varias décadas. En este artículo se revisan los datos existentes sobre potenciales evocados y procesamiento de caras y se discute la significación funcional de cada una de las respuestas psicofisiológicas analizadas en relación con las diferentes etapas o módulos descritos en los modelos cognitivos y neurales sobre el procesamiento de rostros familiares y desconocidos. El procesamiento inicial de las caras está relacionado con respuestas electrofisiológicas muy tempranas como la onda occipital P120, asociada a la detección de aspectos estructurales primarios sugerentes, *grasso modo*, de la presencia de una cara en nuestro campo visual. La onda temporal posterior N170 es más sensible a la configuración facial (*vs.* otros objetos) y a la presencia de rasgos faciales distintivos antes de que se produzca la individualización intra-categorial (reconocimiento visual de la identidad), mientras que las respuestas de

Abstract

The perception and recognition of faces are complex brain functions of great psychobiological relevance and have been studied by the neuroscientific community for decades. This paper reviews existing data on event-related potentials and facial processing, therefore, the functional significance of each psychophysiological response, in relation with the different stages or modules described in cognitive and neural models regarding the processing of familiar and unknown faces are discussed. The initial processing of faces is related to early electrophysiological responses as occipital P120 wave, associated with the detection of primary structural features suggestive of, basically, the presence of a face in our visual field. The posterior temporal N170 wave is more sensitive to facial configuration (*vs.* other objects) and to the presence of specific facial features before the intra-categorical identification takes place (visual recognition of identity), while the later latency responses as the anterior temporal N250r and

latencia más tardía como la temporal anterior N250r y la topográficamente más distribuida N400 son las que reflejan, respectivamente, los procesos de acceso y recuperación de información relativa a las caras conocidas en la memoria a largo plazo.

Palabras clave: Percepción, Percepción visual, Potenciales relacionados a eventos, Percepción de caras, Reconocimiento de objetos.

the more topographically distributed N400 are those that reflect, respectively, the access and retrieval of information on familiar faces in long-term memory.

Key-words: Perception, Visual perception, Event-related potentials, Face perception, Object recognition.

En las tres **últimas décadas se ha producido un incremento notable** del número de estudios experimentales sobre percepción y reconocimiento de caras. Los estudios electrofisiológicos mediante potenciales evocados, que permiten analizar con alta resolución temporal los mecanismos neurocognitivos implicados en estos procesos, y la irrupción de las técnicas de neuroimagen funcional, que tratan de delinear los circuitos neurales correspondientes, han supuesto una fuente constante de datos nuevos y complementarios de los estudios conductuales y clínicos seminales procedentes de la Neuropsicología y la Psicología Cognitiva.

En este artículo se analizan los datos existentes sobre actividad eléctrica cerebral (potenciales evocados o también denominados “potenciales relacionados a eventos”) y procesamiento de caras, teniendo en cuenta los avances metodológicos actuales que permiten el estudio de la actividad neural en tiempo real en relación con las diferentes etapas o módulos de procesamiento jerárquicamente organizados planteados en los modelos cognitivos y neurales sobre percepción y reconocimiento de rostros.

El reconocimiento del rostro humano es un proceso de indiscutible importancia psicobiológica. En las relaciones interindividuales, la cara es un estímulo omnipresente y es la parte del cuerpo humano donde se encuentran las señales que usamos regularmente para reconocer la identidad de una persona. De ella se deriva también información crucial para la comunicación no verbal de las emociones y numerosos signos y emblemas que acompañan o reemplazan a la comunicación verbal (Ekman, 1982). El sistema nervioso humano parece disponer de mecanismos neurales especializados para percibir, discriminar y reconocer caras. Prueba de ello es la evidencia convergente que aportan la clínica neuropsicológica y los

experimentos neurofisiológicos realizados con primates no humanos: la clínica neuropsicológica, dando cuenta de trastornos en los que se encuentra selectivamente alterado el reconocimiento de rostros familiares a causa de un daño cerebral específico (ver, por ejemplo, De Renzi, 1986; Dudas, Clague, Thompson, Graham & Hodges, 2005; Eimer, Gosling & Duchaine, 2012; Ellis & Young, 1989; Farah, Levinson & Klein, 1995; Gainotti, 2007; Greene & Hodges, 1996; Saavedra, Iglesias & Olivares, 2012; Saavedra, Olivares & Iglesias, 2012; Valdés-Sosa et al., 2011) y los experimentos con primates no humanos, demostrando la existencia de poblaciones neuronales que parecen responder preferentemente a caras en comparación con otras categorías de estímulos visuales (Bruce, Desimone, & Gross, 1981; Hasselmo, Rolls, & Baylis, 1989; Hirabayashi & Miyashita, 2005; Perret, Rolls, & Caan, 1982).

Los distintos aspectos funcionales que definen el procesamiento de caras y particularmente el reconocimiento de un individuo (a través de sus características físicas faciales no verbales) fueron planteados en un modelo cognitivo por Bruce y Young (1986), modelo que ha sido muy influyente en la comunidad neurocientífica en las últimas décadas. En dicho modelo se asume que el reconocimiento de una cara implica el acceso en la memoria a largo plazo (MLP) a códigos estructurales tanto visuales como verbales-semánticos. Este modelo supone la existencia de un módulo de unidades de reconocimiento de las caras conocidas o familiares en la MLP, las cuales contienen la información relativa a los códigos estructurales que describen la apariencia física de cada cara conocida y son específicas del dominio facial (memoria visual de caras). Su activación precede a la recuperación de la información biográfica (como pueden ser la profesión, el contexto geográfico de residencia o laboral) y la etiqueta verbal correspondiente al nombre propio de cada individuo.

El notable incremento en los últimos años de estudios de neuroimagen mediante resonancia magnética funcional (fMRI) sobre percepción y reconocimiento de caras ha llevado a la propuesta de modelos neurobiológicos que intentan explicar cómo los aspectos funcionales que conlleva el procesamiento de caras son mediados por un sistema neural con componentes especializados en el procesamiento de la información facial (Calder & Young, 2005; Gobbini & Haxby, 2007; Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2000). Dichos modelos pretenden también dar cuenta de cómo la conectividad neural entre determinadas regiones cerebrales es necesaria para lograr que dicho procesamiento sea eficiente (Ishai, 2008; Wiggett & Downing, 2008). En particular, Haxby et al. (2000) propusieron que el procesamiento de información facial está mediado por un sistema neural distribuido, jerárquicamente organizado, definido por un sistema “nuclear” (“core system”, en idioma inglés) y un sistema “extendido”. El primero está integrado por tres regiones bilaterales en la corteza visual occipito-temporal extraestriada (el giro occipital inferior, el giro fusiforme lateral y el surco temporal superior). En el segundo participan otras regiones cerebrales como, por ejemplo, determinadas áreas límbicas, para la percepción de la emoción, y de la corteza auditiva, para la percepción pre-lexical del lenguaje, que actuando en cooperación con las primeras, contribuyen al procesamiento de una cara aportando información relevante de otros dominios cognitivos distintos del visual facial (*i.e.* fonológico y verbal/semántico) para su completo reconocimiento.

En esta revisión nos centramos en los estudios de potenciales evocados como indicadores neurofisiológicos del procesamiento de los aspectos visuales-estructurales que conduce a percibir un rostro como un estímulo visual diferente de otros objetos visuales y, en la mayoría de los casos, a la diferenciación de los rostros individuales conocidos. En términos de los modelos neurocognitivos mencionados anteriormente, el objetivo es delinear los correlatos electrofisiológicos del procesamiento de caras que son reveladores de la activación del sistema “nuclear” (“core system”) representado en el sistema visual ventral, y también caracterizar cómo, cuando se trata de rostros de individuos familiares concretos, el procesamiento de la identidad de una cara determinada conlleva también el reclutamiento de los mecanismos pertinentes del sistema extendido en función de los

requerimientos de la tarea realizada. En el presente trabajo no se abordan los estudios relativos a la percepción y reconocimiento de expresiones faciales de emociones (véase, por ejemplo, Balconi & Pozzoli, 2008; Santos, Iglesias, Olivares & Young, 2008) para no apartarnos del objetivo principal de esta revisión.

La categorización (“esto que percibo es una cara”) y el procesamiento inicial de la estructura facial son revelados en ondas con latencias entre 100 y 200 ms

Una de las respuestas cerebrales más consistentes en relación con el procesamiento de caras es el potencial evocado endógeno N170, descrito inicialmente por Bentin, Allison, Puce, Perez y McCarthy (1996) (ver Figura 1). Esta onda negativa, que tiene mayor amplitud en las regiones occipito-temporales pericraneales (ligeramente mayor en el lado derecho), parece tener sus generadores neurales en regiones temporales laterales, basales y occipitales extraestriadas (Bentin et al., 1996; Bötzel, Schulze, & Stodieck, 1995; Itier & Taylor, 2004; Schweinberger, Pickering, Jentsch, Burton, & Kaufmann, 2002), incluyendo el “FFA” (“Face Fusiform Area”) del giro fusiforme lateral. “FFA” es una región de la corteza temporal basal considerada especialmente implicada en el procesamiento de estímulos faciales, como han sugerido varios estudios neurofuncionales (Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; McCarthy, Puce, Belger, & Allison, 1999; McCarthy, Puce, Gore, & Allison, 1997). La N170 es de mayor amplitud ante caras que ante otra clase de objetos visuales y ha sido asociada con la activación de un mecanismo especializado en la codificación estructural de las caras (Bentin et al., 1996; Bentin, Golland, Flevaris, Robertson, & Moscovitch, 2006; Eimer, 2000a, 2000b; Jeffreys, 1989; Zion-Golombic & Bentin, 2007; Wheatley, Weinberg, Looser, Moran & Hajcak, 2011). Muy recientemente se ha propuesto que la onda N170, en ciertas condiciones, podría estar relacionada con un procesamiento perceptivo “de abajo a arriba” (“bottom-up” en idioma inglés), ya que su amplitud es modulada por las propiedades perceptivas del estímulo facial, mientras que, en situaciones en las que se tiene conocimiento *a priori* de la apariencia física de caras conocidas, podría reflejar un procesamiento guiado “de arriba a abajo” (“top-down”), ya que muestra modulaciones de amplitud ante información semántica presentada previamente a la aparición de la cara y ante

el reconocimiento facial (Jemel, Schuller & Goffaux, 2010).

Después de la constatación con electrodos de superficie de la existencia de la N170, un análogo intracraneal de esta onda negativa, la N200, fue observado con electrodos colocados subduralmente en pacientes neurológicos (Allison, Puce, Spencer, & McCarthy, 1999; McCarthy et al., 1999). Recientemente, Barbeau et al. (2008), mediante electrodos colocados directamente en el tejido cortical de pacientes neurológicos, describieron una onda P160, sensible a la presentación de caras *versus* otros objetos, registrada en regiones posteriores como la corteza occipito-temporal lateral pero fundamentalmente en los giros fusiforme posterior y lingual. Estos autores han identificado la P160 como un correlato “profundo” de la N170, que invierte su polaridad precisamente en regiones descritas en estudios previos como implicadas en el procesamiento perceptivo de caras.

Aproximadamente una década antes de la descripción inicial de la respuesta N170, otros investigadores habían constatado mediante electrodos de superficie la existencia de una onda de características funcionales similares a ella pero de polaridad inversa y de localización principalmente central (en Cz) en el cuero cabelludo (Seeck & Grüsser, 1992) (Figura 1B). Algunos investigadores (Jeffreys, 1989; Jeffreys & Tukmachi, 1992; Jeffreys, Tukmachi, & Rockley, 1992) propusieron el término “pico positivo de vértex” (“VPP”, su sigla en inglés) para denominar este potencial evocado, que fue la primera respuesta cerebral pericraneal considerada como específica o selectiva de caras en la literatura neurocientífica. La diferencia crítica que provocó que unos investigadores observaran un tipo de onda u otra (*i.e.*, N170 ó VPP) fue la posición del electrodo de referencia en los montajes de registro: mientras que los que obtuvieron inicialmente el “VPP” empleaban electrodos de referencia laterales situados cerca de las regiones temporales (por ejemplo, sobre los huesos mastoides o los lóbulos de las orejas interconectados, enmascarando la actividad temporal), la onda N170, de máxima amplitud en electrodos temporales, se hizo más evidente cuando los investigadores comenzaron a emplear montajes en los que la punta de la nariz era el sitio de referencia (Joyce & Rossion, 2005).

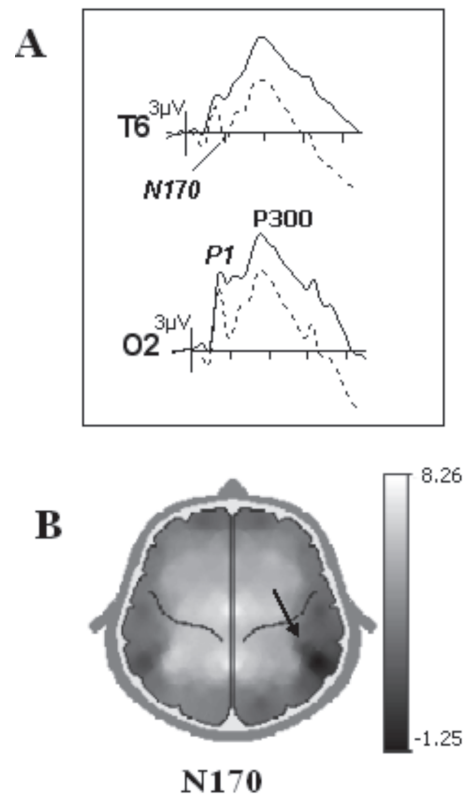


Figura 1. (modificada a partir Olivares & Iglesias, 2008a). (A). Ondas relacionadas con las primeras etapas del procesamiento de caras. Se muestra la onda N170 (más notable en el emplazamiento T6, temporal posterior derecho), que fue de mayor amplitud para los rasgos internos (línea de puntos) de la cara versus los externos (línea continua). En la parte inferior se muestra la P120 (P1) en O2, que fue de mayor amplitud, en este caso, para los rasgos externos de la cara. El pico positivo más tardío de mayor amplitud es una onda de tipo P300 relacionada con la relevancia de los rasgos externos para la realización de la tarea requerida, que consistió en juzgar si una cara completa era la combinación exacta de las partes externas e internas presentadas previamente en el mismo ensayo de manera seriada. (B) Mapa de voltaje mostrando la distribución topográfica en el cuero cabelludo de la N170 (región posterior temporal derecha). Nótese cómo en la misma latencia aparecen valores de voltaje muy positivos en la región centro-parietal (zonas más claras), que denotan la existencia de la onda “VPP”.

En latencias más tempranas que 170-200 ms, varios estudios han encontrado también modulaciones en potenciales evocados relacionadas con el procesamiento estructural de las caras (Halit, de Haan, & Johnson, 2000; Itier, & Taylor, 2002; Linkenkaer-Hansen et al., 1998). Linkenkaer-Hansen et al. (1998), basándose en la

observación de incrementos de latencia y amplitud de la onda P120 ante caras presentadas en posición invertida (una manipulación experimental que perjudica su procesamiento holístico) en comparación con caras en posición normal, propusieron que algún grado de procesamiento selectivo de caras tiene lugar en un rango de latencias tan temprano como 100–130 ms. En el mismo estudio, la estimación de fuentes neurales sugirió que la respuesta P120 se originaba en la corteza extraestriada posterior mientras que la N170 se generaba más anteriormente, posiblemente en los giros fusiforme y temporal inferior. Adicionalmente, en una serie de estudios magnetoencefalográficos (MEG), Liu, Harris y Kanwisher (2002) observaron que tanto M100 como M170 (análogos magnetoencefalográficos de los potenciales evocados endógenos P120 y N170) correlacionaban positivamente con la categorización de caras, pero que sólo M170 correlacionaba con el reconocimiento eficiente de las mismas. También M100 tuvo mayor amplitud ante partes de la cara y M170 tendió a ser más sensible a la configuración facial.

Teniendo en cuenta los resultados derivados de estos estudios, las respuestas cerebrales P120 y N170 podrían constituir marcadores electrofisiológicos relativamente tempranos de mecanismos jerárquicamente organizados que conducen a la formación y activación de representaciones de las caras. Partiendo de los datos obtenidos con respecto a las modulaciones de ambos componentes por distintas variables experimentales, una posibilidad es que la onda occipital P120 (más temprana) ante caras esté significando la intervención de los mecanismos encaminados a detectar *grasso modo* la presencia de un estímulo con forma facial. De acuerdo con esta idea, en un estudio reciente, la onda P120 se ha observado con mayor amplitud ante los contornos de caras que ante los rasgos internos de las mismas (Olivares & Iglesias, 2008a), probablemente porque aquellos son especialmente útiles para detectar la forma global de un objeto y para categorizarlo en primera instancia en contraste con un fondo o contexto determinado (Breitmeyer et al., 2006; Strother & Kubovy, 2006) (Figura 1). A su vez, la N170 podría reflejar un mecanismo subsecuente de detección de rasgos definitorios de caras y de sus relaciones espaciales (Zion-Golombic & Bentin, 2007), activado por la presencia de una configuración “canónica” de los estímulos faciales y conducente a la posterior identificación de una cara conocida (Olivares & Iglesias, 2008a,b).

El acceso a las representaciones individuales de las caras en la memoria se produce alrededor de los 200 ms

La presentación repetida de caras provoca comúnmente, en comparación con caras vistas sólo una vez, modulaciones de amplitud entre 250 y 400 ms post-estímulo. La llamada N250r o “ERE” (“early repetition effect”, en inglés) ha sido descrita como una onda modulada (más negativa) por las caras que se repiten en intervalos de tiempo relativamente cortos, sobre todo si son caras conocidas. Es un potencial evocado que suele situarse entre los 230 y los 330 ms, cuyo pico se da con una polaridad positiva a los 250 ms en electrodos frontales y que invierte su polaridad en los sitios temporales posteriores, siendo de mayor amplitud en el lado derecho (Schweinberger, Pfütze, & Sommer, 1995). Su ocurrencia ante la presentación de diferentes fotografías de la misma persona sugiere que este efecto no está asociado simplemente a las características físicas de una imagen sino a una operación que facilita el procesamiento abstracto de contenidos mnésicos idiosincrásicos, reflejando la activación transitoria de las representaciones de las caras (Boehm & Sommer, 2005; Itier & Taylor, 2004; Schweinberger et al., 2002; Schweinberger et al., 1995). El estudio con registros de alta densidad sugiere que los posibles generadores neurales de N250r se localizan en regiones temporales inferiores (con predominio derecho), concretamente en el giro fusiforme, pero situados más anteriormente que los de la onda N170 (Kaufmann, Schweinberger, & Burton, 2009; Schweinberger et al., 2002).

Aunque la N250r ha sido caracterizada como una respuesta cerebral sensible a la repetición de caras, a diferencia de otros potenciales más tempranos como la N170, su especificidad de dominio (*i.e.* su sensibilidad específica a caras) no ha sido extensivamente analizada (Nasr & Esteky, 2009; Schweinberger, Huddy, & Burton, 2004). Muy recientemente, Nasr y Esteky (2009) demostraron que si se variaba progresivamente la visibilidad de diferentes tipos de estímulos (incluyendo caras) mediante enmascaramiento retroactivo (“backward masking”) en una tarea de detección visual, las respuestas N250r ante caras y ante otros objetos eran perfectamente dissociables pues sólo la amplitud de la onda N250r ante caras se afectaba por el grado de visibilidad de los estímulos (la amplitud de la onda negativa era menor a medida que disminuía la visibilidad de las caras).

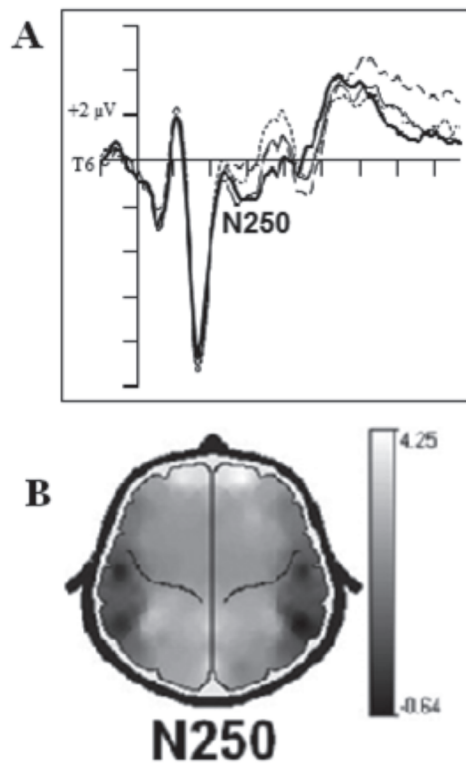


Figura 2. (modificada a partir Saavedra et al., 2010). A) Ondas relacionadas con la activación de representaciones faciales. Se muestra la onda N250, que fue de mayor amplitud para las caras conocidas (líneas continuas) versus las caras desconocidas (líneas discontinuas). B) Mapa de voltaje mostrando la distribución topográfica de la N250 ante caras conocidas en una tarea de familiaridad explícita (valores de voltaje más negativos en la región temporal derecha respecto de regiones izquierdas, aunque en zonas más anteriores que en el caso de la N170).

Interesa destacar que estos autores demostraron además una correlación significativa entre las modulaciones de amplitud de las ondas N250r y N170, y sugirieron que mientras N170 parece estar relacionada con la codificación de relaciones de primer orden en los estímulos faciales (*i.e.* una determinada disposición “canónica” de rasgos), la N250r podría estar más asociada al cómputo necesario de las relaciones espaciales faciales (de segundo orden) que llevaría finalmente a la identificación de un rostro como estímulo visual complejo distintivo de una persona conocida. La activación de estas representaciones faciales parece producirse de forma automática, ya que la N250 no se ve afectada por el foco o la carga atencional, aunque puede ser potenciada por las instrucciones de la tarea (Neumann & Schweinberger, 2008; Trenner, Schweinberger, Jentzsch, & Sommer, 2004). De acuerdo con esta idea, se ha observado una mayor amplitud de

la onda N250 ante las caras conocidas, respecto de las desconocidas (Gossling y Eimer, 2011, Saavedra, Iglesias, & Olivares, 2010), en tareas de familiaridad tanto explícita como implícita (ver Figura 2). Además, ante las caras conocidas en la tarea de familiaridad explícita se observó una mayor activación en las áreas consideradas como generadores neurales de la N250 (Saavedra, Iglesias, & Olivares, 2010).

Ondas positivas del tipo P300 como indicadores de lateralización hemisférica asociada al reconocimiento de caras

La mayor parte de los experimentos que consideran las modulaciones en componentes relativamente tempranos, como la N170 y la N250r, encuentran los cambios de mayor amplitud en el hemisferio derecho. Esto es observado incluso en los estudios relativos al componente neuromagnético análogo a la N170 (Kloth et al., 2006; Schweinberger, Kaufmann, Moratti, Keil, & Burton, 2007). Debemos subrayar que en latencias más tardías también se ha encontrado un predominio del hemisferio derecho en el procesamiento de caras. Small (1986), por ejemplo, encontró en participantes diestros una mayor amplitud de la onda P300 en emplazamientos occipito-temporales derechos cuando presentó caras familiares o desconocidas en su posición normal en comparación con figuras geométricas o ante la inversión de patrones visuales simples (“pattern reversal”, en inglés).

En consecuencia, algunos trabajos han estado encaminados a investigar directamente si, según el estímulo o la tarea realizada, la ventaja de uno de los dos hemisferios (comúnmente el derecho) puede asociarse a algún o a algunos de los procesos o etapas del procesamiento de la información facial. Schweinberger y Sommer (1991), por ejemplo, utilizaron presentaciones taquitoscópicas por hemicampos visuales y observaron un incremento progresivo de la latencia de un componente positivo tardío entre los 300 y 900 ms., identificado como “P_z: P570”, cuando se incrementaba el número de caras que el individuo debía recordar. Los autores interpretaron este componente como un análogo funcional de la onda P300 y encontraron que, además de este efecto general del tamaño del “set” de memoria (que se manifestó también en los tiempos de reacción), las latencias siempre fueron más cortas para las presentaciones en el hemicampo visual izquierdo/hemisferio derecho (HVI/HD).

De los datos derivados de este tipo de estudios, podemos plantear que la modulación de componentes como la onda P300 (o sus análogos) parece estar en concordancia con la existencia de una “superioridad” del hemisferio derecho en el procesamiento de caras. Esta especialización hemisférica puede estar asociada al tipo de estrategia u operación de procesamiento que comúnmente se activa cuando se reconoce una cara en condiciones normales de observación y de laboratorio. Las caras tienden a procesarse generalmente como estímulos globales u holísticos y no descompuestos en sus partes constituyentes (Tanaka & Farah, 1993; Young, Hellawell, & Hay, 1987). Esto podría explicar la ventaja del hemisferio derecho que se ha observado desde hace décadas en la clínica neuropsicológica y en experimentos prototípicos de Psicología Cognitiva, así como el papel relevante que adquiere el hemisferio izquierdo cuando la percepción o el reconocimiento exigen el análisis de rasgos faciales discretos (Benton, 1980; Damasio, Damasio, & Van Hoesen, 1982; Levy, Trevarthen, & Sperry, 1972; Olivares, Iglesias, Bobes, & Valdés-Sosa, 2000; Rhodes, 1985; Rossion et al., 2000; Sergent, 1982).

Ondas negativas tardías del tipo N400 como correlatos del procesamiento de las representaciones de las caras conocidas y de la información semántica asociada en la memoria a largo plazo

Una gran parte de la investigación psicofisiológica sobre reconocimiento de caras se ha llevado a cabo utilizando como estímulos caras famosas o familiares en tareas experimentales diseñadas para analizar respuestas cerebrales de polaridad negativa de larga latencia relacionadas con los mecanismos subyacentes a la activación y recuperación de la información asociada a las caras conocidas en la MLP. Más concretamente, varios grupos de investigadores (Barret & Rugg, 1989; Barrett, Rugg, & Perret, 1988; Bentin & Deouell, 2000; Boehm & Sommer, 2005; Debruille, Pineda, & Renault, 1996; Eimer, 2000a; Jemel, George, Olivares, Fiori, & Renault, 1999; Mnatsakanian & Tarkka, 2003; Olivares & Iglesias, 2010; Paller, Gonsalves, Grabowewy, Bozic, & Yamada, 2000; Paller et al., 2007; Schweinberger et al., 1995) han demostrado la existencia de respuestas análogas a la onda N400, clásicamente relacionada con la preactivación o “priming” semántico y con incongruencias semánticas en el dominio lingüístico (Kutas & Hillyard, 1980), cuando se presentan caras o rasgos “incongruentes” en tareas de emparejamiento o “matching”.

Para avanzar en el conocimiento de los mecanismos cerebrales implicados específicamente en el reconocimiento (visual) de las caras, en algunos estudios se han aplicado tareas experimentales donde se estudia el efecto del “priming” de determinados rasgos o información asociada a las caras, pero controlando la contribución del grado de familiaridad y de los códigos verbales/semánticos de contenido biográfico en relación con las respuestas cerebrales obtenidas. Así, se han obtenido respuestas análogas a la N400 ante incongruencias faciales presentando caras para las que no hay conocimiento del nombre de la persona representada (Valdés-Sosa & Bobes, 1990) y también presentando caras de las que sólo se posee conocimiento de los aspectos visuales estructurales porque fueron aprendidas en el laboratorio (Olivares, Bobes, Aubert, & Valdés-Sosa, 1990; Olivares & Iglesias, 2008b; Olivares, Iglesias, & Bobes, 1999). Respuestas ante caras conocidas del tipo N400 se han observado también con independencia de la recuperación de la ocupación asociada a ellas (Curran & Hancock, 2007).

Es especialmente importante subrayar que estas respuestas del tipo N400 son de distinta latencia, duración y distribución topográfica según el grado de implicación de la información verbal/biográfica en la tarea que se realice (Olivares, Iglesias, & Rodríguez-Holguín, 2003; Paller et al., 2007). Así, en un diseño intra-sujeto, al presentarse tareas de “matching” en las que variaba el grado de contribución de la información verbal, la onda negativa ante la “violación de expectativas” fue más temprana (alrededor de los 360 ms post-estímulo) y tuvo una localización temporal posterior derecha cuando los estímulos faciales eran “puros” (caras que fueron aprendidas previamente sin ninguna otra información que la visual-estructural). En cambio, ante caras que fueron aprendidas con nombres y profesión asociados, la latencia fue algo más tardía (380 ms) y la onda tuvo mayor amplitud en la región parietal izquierda y en la frontal derecha. Mientras que cuando se presentaba una tarea trans-dominio (se preactivaba con una cara y el *target* era una profesión correcta o incorrecta), la duración de la onda negativa fue mayor que en las otras condiciones y su pico ocurrió mucho más tardíamente (a los 440 ms), siendo además de mayor amplitud en regiones muy posteriores (Olivares et al., 2003) (ver Figura 3).

Son necesarios nuevos estudios de potenciales evocados mediante registros de alta densidad (con gran número de

canales de registro para incrementar la resolución espacial de los datos neurofisiológicos) para delimitar los posibles generadores neurales de las ondas de tipo N400 ante caras conocidas. Esto permitirá conocer si existen poblaciones neuronales cuya actividad efectivamente se relaciona con aspectos estructurales (visuales) del reconocimiento de caras que pueden activarse de manera relativamente independiente de aquellas otras cuya actividad está más sintonizada con el procesamiento de información del dominio verbal-semántico asociada a las caras que conocemos.

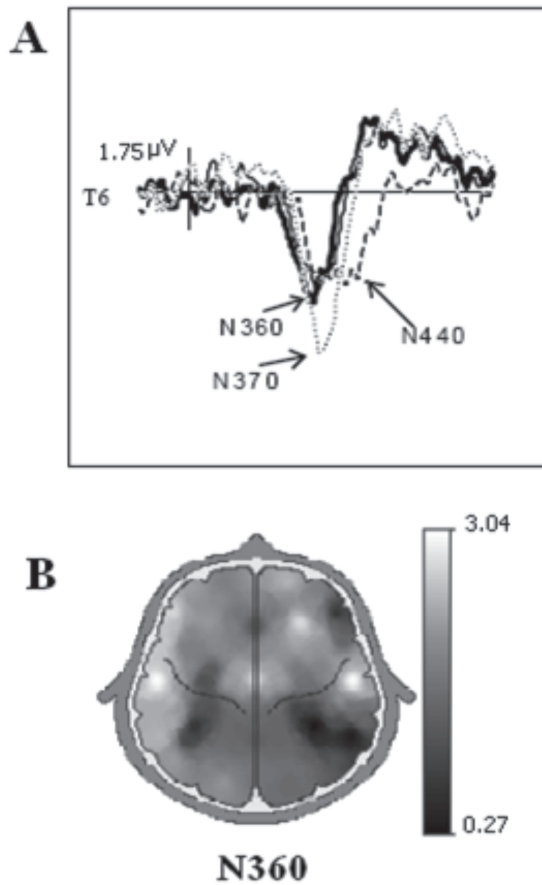


Figura 3 (modificada a partir Olivares et al., 2003). Ejemplos de distintas ondas de tipo "N400" provocadas por la presentación de "incongruencias" relacionadas con el reconocimiento de caras. (A) Se presentan las ondas de la diferencia (registro incongruente menos congruente): 1) ante caras "puras" (línea gruesa, onda N360), 2) ante asociaciones profesión-nombre propio (línea de puntos, onda N370), 3) ante asociaciones cara-profesión (línea discontinua, onda N440). (B) Mapa de voltaje mostrando la distribución topográfica de la N360 ante caras "puras" (las regiones más oscuras son las de valores de voltaje más negativos).

Consideraciones Finales

El estudio de potenciales evocados de distinta latencia en relación con el procesamiento de caras ha permitido identificar posibles marcadores de las distintas operaciones cognitivas que conlleva la percepción y el reconocimiento de rostros. La categorización y el procesamiento estructural inicial de caras son revelados en ondas como la P120 y la N170. El acceso a las representaciones individuales de las caras en la memoria es indicado por la onda N250r, mientras que ondas del tipo N400 son correlatos del procesamiento de las representaciones de las caras conocidas y de la información semántica asociada en la memoria a largo plazo. Es de destacar que las latencias de estas respuestas y su topografía pericraneal nos permiten definirlas como indicadores neurofisiológicos relativamente diferenciados de las etapas descritas en los modelos teóricos neurocognitivos sobre procesamiento de caras. Estas respuestas parecen tener sus generadores neurales situados principalmente en regiones corticales del llamado "sistema visual ventral", muy probablemente organizados en una jerarquía funcional desde las cortezas visuales extraestriadas tempranas hasta las regiones temporales, atendiendo a la latencia de dichas respuestas. La alta resolución temporal que ofrece el estudio de los potenciales evocados es el marco experimental ideal para profundizar en el conocimiento de la dinámica de los procesos cognitivos que, como la percepción y el reconocimiento de caras, atraen actualmente la atención de los neurocientíficos. La realización de estudios de alta densidad para la estimación de los generadores neurales de los potenciales evocados relacionados con el procesamiento de caras mediante los nuevos métodos de reconstrucción de fuentes (véase, por ejemplo, Pascual-Marqui, 2002; Pascual-Marqui, Michel, & Lehmann, 1994; Trujillo-Barreto, Aubert-Vázquez, & Valdés-Sosa, 2004), así como el análisis de la relación que pueda existir entre dichas respuestas con las oscilaciones cerebrales rítmicas constituyen objetivos a plantear en los diseños experimentales que permitan el avance de esta línea de investigación.

Referencias

- Allison, T., Puce, A., Spencer, D. D., & McCarthy, G. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cerebral Cortex*, *9*, 415-430.

- Balconi, M. & Pozzoli, U. (2008). Event-related oscillations (ERO) and event-related potentials (ERP) in emotional face recognition. *International Journal of Neuroscience*, 118, 1412-1424.
- Barbeau, E., Taylor, M. J., Regis, J., Marquis, P., Chauvel, P., & Liégeois-Chauvel, C. (2008). Spatio-temporal dynamics of face recognition. *Cerebral Cortex*, 18, 997-1009.
- Barret, S. E. & Rugg, M. D. (1989). Event-related potentials and the semantic matching of faces. *Neuropsychologia*, 27(7), 913-922.
- Barrett, S. E., Rugg, M. D., & Perret, D. I. (1988). Event-related potentials and the matching of familiar and unfamiliar faces. *Neuropsychologia*, 26, 105-117.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 551-565.
- Bentin, S. & Deouell, L. Y. (2000). Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. *Cognitive Neuropsychology*, 17, 35-54.
- Bentin, S., Golland, Y., Flevaris, A., Robertson, L. C., & Moscovitch, M. (2006). Processing the trees and the forest during initial stages of face perception: Electrophysiological evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(8), 1406-1421.
- Benton, A. L. (1980). The neuropsychology of facial recognition. *American Psychologist*, 35(2), 176-186.
- Boehm S. G. & Sommer, W. (2005). Neural correlates of intentional and incidental recognition of famous faces. *Cognitive Brain Research*, 23(2-3), 153-163.
- Bötzel, K., Schulze, S., & Stodieck, S. R. G. (1995). Scalp topography and analysis of intracranial sources of face-evoked potentials. *Experimental Brain Research*, 104(1), 135-143.
- Breitmeyer, B. G., Kafallgonul, H., Ogmen, H., Mardon, L., Todd, S., & Ziegler, R. (2006). Meta- and paracontrast reveal differences between contour- and brightness-processing mechanisms. *Vision Research*, 46, 2645-2658.
- Bruce, C., Desimone, R., & Gross, C. (1981). Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 46(2), 369-384.
- Bruce, V., & Young, A. W. (1986) Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327.
- Calder, A. J. & Young, A. W. (2005) Understanding the recognition of facial identity and facial expression. *Nature Reviews Neuroscience*, 6, 641-651.
- Curran, T. & Hancock, J. (2007). The FN400 indexes familiarity-based recognition of faces. *Neuroimage*, 36, 464-471.
- Damasio, A. R., Damasio, H., & Van Hoesen, G.W. (1982). Prosopagnosia: anatomic basis and behavioral mechanisms. *Neurology*, 32, 331-341.
- De Renzi, E. (1986). Currents issues on prosopagnosia. En H. D. Ellis, M. A. Jeeves, F. Newcombe, & A. Young (Eds.), *Aspects of face processing* (pp. 268-272). Dordrecht: Martinus Nijhoff.
- Debruille, J. B., Pineda, J., & Renault, B. (1996). N400-like potentials elicited by faces and knowledge inhibition. *Cognitive Brain Research*, 4, 133-144.
- Dudas, R. B., Clague, F., Thompson, S. A., Graham, K. S., & Hodges, J. R. (2005). Episodic and semantic memory in mild cognitive impairment. *Neuropsychologia*, 43, 1266-1276.
- Eimer, M. (2000a). Event-related brain potentials distinguish processing stages involved in face perception and recognition. *Clinical Neurophysiology*, 111(4), 694-705.
- Eimer, M. (2000b). The face-specific N170 component reflects late stages in the structural encoding of faces. *Neuroreport*, 11, 2319-2324.
- Eimer, M.; Gosling, A. & Duchaine, B. (2012). Electrophysiological markers of covert face recognition in developmental prosopagnosia. *Brain* 135(Pt 2), 542-54
- Ekman, P. (1982). *Emotion in the human face* (2^a ed.). Cambridge UK: Cambridge University Press.
- Ellis, H. D. & Young, A. W. (1989). Are faces special? En A. Young & H. Ellis (Eds.), *Handbook of research on face processing* (pp. 1-26). Amsterdam: North Holland.
- Farah, M. J., Levinson, K. L., & Klein, K. L. (1995). Face perception and within-category discrimination in prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 33(6), 661-674.
- Gainotti, G. (2007). Face familiarity feelings, the right temporal lobe and the possible underlying mechanisms. *Brain Research Reviews*, 56, 214-235.
- Gobbini, I. & Haxby, J. V. (2007). Neural systems for recognition of familiar faces. *Neuropsychologia*, 45, 32-41.

- Gosling, A. Eimer, M. (2011). An event-related brain potential study of explicit face recognition. *Neuropsychologia*, *49*, 2736-2745.
- Greene, J. D. H. & Hodges, J. R. (1996). Identification of famous faces and famous names in early Alzheimer's disease. Relationship to anterograde episodic and general semantic memory. *Brain*, *119*, 111-128.
- Halit, H., de Haan, M., & Johnson, M. H. (2000). Modulation of event-related potentials by prototypical and atypical faces. *Neuroreport*, *11*, 1871-1875.
- Hasselmo, M. E., Rolls, E. T., & Baylis, C. G. (1989). The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behavioural Brain Research*, *32*, 203-218.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *46*, 223-233.
- Hirabayashi, T. & Miyashita, Y. (2005). Dynamically modulated spike correlation in monkey inferior temporal cortex depending on the feature configuration within a whole object. *The Journal of Neuroscience*, *25*(44), 10299-10307.
- Ishai, A. (2008). Let's face it: It's a cortical network. *Neuroimage*, *40*, 415-419.
- Itier, R. J. & Taylor, M. J. (2002). Inversion and contrast polarity reversal affect both encoding and recognition processes of unfamiliar faces: A repetition study using ERPs. *Neuroimage*, *15*, 353-372.
- Itier, R. J., & Taylor, M. J. (2004). N170 or N1? Spatiotemporal differences between object and face processing using ERPs. *Cerebral Cortex*, *14*, 132-142.
- Jeffreys, D. A. (1989). A face-responsive potential recorded from the human scalp. *Experimental Brain Research*, *78*, 193-202.
- Jeffreys, D. A. & Tukmachi, E. S. A. (1992). The vertex-positive scalp potential evoked by faces and by objects. *Experimental Brain Research*, *91*, 340-350.
- Jeffreys, D. A., Tukmachi, E. S. A., & Rockley, G. (1992). Evoked potential evidence for human brain mechanisms that respond to single, fixated faces. *Experimental Brain Research*, *91*, 351-362.
- Jemel, B., George, N., Olivares, E. I., Fiori, N., & Renault, B. (1999). Event-related potentials to structural familiar face incongruity processing. *Psychophysiology*, *36*, 437-452.
- Jemel, B., Schuller, A. M., & Goffaux, V. (2010). Characterizing the spatio-temporal dynamics of the neural events occurring prior to and up to overt recognition of famous faces. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(10), 2289-2305.
- Joyce, C. & Rossion, B. (2005). The face-sensitive N170 and VPP components manifest the same brain processes: The effect of reference electrode site. *Clinical Neurophysiology*, *116*(11), 2613-2631.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, *17*(11), 4302-4311.
- Kaufmann, J. M., Schweinberger, S. R., & Burton, A. M. (2009). N250 ERP correlates of the acquisition of face representations across different images. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*(4), 625-641.
- Kloth, N., Döbel, C., Schweinberger, S. R., Zwitserlood, P., Bölte, J., & Junghöfer, M. (2006). Effects of personal familiarity on early neuromagnetic correlates of face perception. *European Journal of Neuroscience*, *24*(11), 3317-3321.
- Kutas, M. & Hillyard, S. A. (1980). Reading senseless sentences: Brain potentials reflect semantic incongruity. *Science*, *207*, 203-205.
- Levy, J., Trevarthen, C., & Sperry, R. W. (1972). Perception of bilateral chimeric figures following hemispheric deconnection. *Brain*, *95*, 61-78.
- Linkenkaer-Hansen, K., Palva, J. M., Sams, M., Hietanen, J. K., Aronen, H. J., & Ilmoniemi, R. J. (1998). Face-selective processing in human extrastriate cortex around 120 ms after stimulus onset revealed by magneto- and electroencephalography. *Neuroscience Letters*, *253*, 147-150.
- Liu, J., Harris, A., & Kanwisher, N. (2002). Stages of processing in face perception: an MEG study. *Nature Neuroscience*, *5*(9), 910-916.
- McCarthy, G., Puce, A., Belger, A., & Allison, T. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. II: Response properties of face-specific potentials generated in occipitotemporal cortex. *Cerebral Cortex*, *9*, 431-444.
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Allison, T. (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(5), 605-610.

- Mnatsakanian, E. V. & Tarkka, I. M. (2003). Matching of familiar faces and abstract patterns: behavioral and high-resolution ERP study. *International Journal of Psychophysiology*, 47, 217–227.
- Nasr, S. & Esteky, H. (2009). A study of N250 event-related brain potential during face and non-face detection tasks. *Journal of Vision*, 9(5), 5, 1-14.
- Neumann, M. F. & Schweinberger, S. R. (2008). N250r and N400 ERP correlates of immediate famous face repetition are independent of perceptual load. *Brain Research*, 1239, 181-190.
- Olivares, E. I. & Iglesias, J. (2008a). Brain potentials and integration of external and internal features into face representations. *International Journal of Psychophysiology*, 68, 59-69.
- Olivares, E. I. & Iglesias, J. (2008b). Potenciales evocados de larga latencia y procesamiento mnésico de caras y palabras. *Revista de Neurología*, 47(12), 624-630.
- Olivares, E. I. & Iglesias, J. (2010). Brain potentials correlates of the “internal features advantage” in face recognition. *Biological Psychology*, 83, 133-142.
- Olivares, E. I., Bobes, M. A., Aubert, E., & Valdés-Sosa, M. (1994). Associative ERP effects with memories of artificial faces. *Cognitive Brain Research*, 2, 39-48.
- Olivares, E. I., Iglesias, J., & Bobes, M. A. (1999). Searching for face-specific long latency ERPs: A topographic study of effects associated with mismatching features. *Cognitive Brain Research*, 7, 343-356.
- Olivares, E. I., Iglesias, J., Bobes, M. A., & Valdés-Sosa, M. (2000). Making features relevant: learning faces and event-related potentials recording using an analytic procedure. *Brain Research Protocols*, 5(1), 1-9.
- Olivares, E. I., Iglesias, J., & Rodríguez-Holguín, S. (2003). Long-latency ERPs and recognition of facial identity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 136-151.
- Paller, K. A., Gonsalves, B., Grabowecky, M., Bozic, V. S., & Yamada, S. (2000). Electrophysiological correlates of recollecting faces of known and unknown individuals. *Neuroimage*, 11(2), 98-110.
- Paller, K. A., Ranganath, C., Gonsalves, B., LaBar, K. S., Gitelman, D. R., Mesulam, M. M., & Reber, P. (2007). Neural correlates of Person Recognition. *Learning and Memory*, 10, 253-260.
- Pascual-Marqui, R. D. (2002). Standardized low resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods and Findings in Experimental and Clinical Pharmacology*, 24D, 5-12.
- Pascual-Marqui, R. D., Michel, C. M., & Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *International Journal of Psychophysiology*, 18, 49-65.
- Perret, D. I., Rolls, E. T., & Caan, W. (1982). Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research*, 47, 329-342.
- Rhodes, G. (1985). Lateralized processes in face recognition. *British Journal of Psychology*, 76, 249-271.
- Rossion, B., Dricot, L., Devolder, A., Bodart, J. M., Crommelinck, M., de Gelder, B., & Zoontjes, R. (2000). Hemispheric asymmetries for whole-based and part-based face processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 793-802.
- Saavedra, C., Iglesias, J., & Olivares, E.I. (2010). Event-related potentials elicited by the explicit and implicit processing of familiarity in faces. *Clinical EEG and Neurosciences*, 41, 24-31.
- Saavedra, C., Iglesias, J., & Olivares, E.I. (2012). Event-related potentials elicited by face identity processing in elderly adults with cognitive impairment. *Experimental Aging Research*, 38, 220-245.
- Saavedra, C., Olivares, E.I. & Iglesias, J. (2012). Cognitive decline effects at an early stage: Evidence from N170 and VPP. *Neuroscience Letters*, 518, 149-153.
- Santos, I. M., Iglesias, J., Olivares, E. I., & Young A. W. (2008). Differential effects of object-based attention on evoked potentials to fearful and disgusted faces. *Neuropsychologia*, 46 (5), 1468-1479.
- Schweinberger, S. R., Huddy, V., & Burton, A. M. (2004). N250r: A face-selective brain response to stimulus repetitions. *Neuroreport*, 15, 1501–1505.
- Schweinberger, S. R., Kaufmann, J. M., Moratti, S., Keil, A., & Burton, A. M. (2007). Brain responses to repetitions of human and animal faces, inverted faces, and objects — An MEG study. *Brain Research*, 1184, 226-233.
- Schweinberger, S. R., Pfütze, E. M., & Sommer, W. (1995). Repetition priming and associative priming of face recognition - evidence from event-related potentials. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory and Cognition*, 21(3), 722-736.
- Schweinberger, S. R., Pickering, E. C., Jentsch, I., Burton, M., & Kaufmann, J. M. (2002). Event-related brain

- potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. *Cognitive Brain Research*, 14(3), 398-409.
- Schweinberger, S. R. & Sommer, W. (1991). Contributions of stimulus encoding and memory search to right hemisphere superiority in face recognition: behavioural and electrophysiological evidence. *Neuropsychologia* 29(5), 389-413.
- Seeck, M. & Grüsser, O.J. (1992). Category-related components in visual evoked potentials: photographs of faces, persons, flowers and tools as stimuli. *Experimental Brain Research*, 92, 338-349.
- Sergent, J. (1982). About face: Left-hemisphere involvement in processing physiognomies. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 8 (1), 1-14.
- Small, M. (1986). Hemispheric differences in the evoked potential to face stimuli. En H.D. Ellis, M.A. Jeeves, F. Newcombe, & A. Young (Eds.). *Aspects of face processing* (pp. 228-233). Dordrecht: Martinus Nijhoff.
- Strother, L. & Kubovy, M. (2006). On the surprising salience of curvature in grouping by proximity. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 32, 226-234.
- Tanaka, J. W. & Farah, M. J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 46A, 225-245.
- Trenner, M. A., Schweinberger, S. R., Jentsch, I., & Sommer, W. (2004). Face repetition effects in direct and indirect tasks: an event-related brain potentials study. *Cognitive Brain Research*, 21, 388-400.
- Trujillo-Barreto, N. J., Aubert-Vázquez, E., & Valdés-Sosa, P. A. (2004). Bayesian model averaging in EEG/MEG imaging. *Neuroimage*, 21, 1300-1319.
- Valdés-Sosa, M. & Bobes, M.A. (1990). Making sense out of words and faces: ERPs evidence for multiple memory systems. En E.R. John (Ed.), *Machinery of the Mind* (pp. 252-288). Boston: Birkhauser.
- Valdés-Sosa, M.; Bobes, M. A.; Quiñones, I. García, L.; Valdés-Hernández, P. A.; Iturria, Y.; Melie-García, L.; Lopera, F. & Asencio, J. (2011). Covert recognition without the fusiform-temporal pathways. *Neuroimage*, 57, 1162-1176.
- Wiggett, A. J. & Downing P. E. (2008). The Face Network: Overextended? (Comment on: "Let's face it: It's a cortical network" by Alomit Ishai). *NeuroImage*, 40, 420-422.
- Wheatley, T., Weinberg, A., Looser, C., Moran, T., Hajcak, G. (2011). Mind Perception: Real but Not Artificial Faces Sustain Neural Activity beyond the N170/VPP. *PloS One*, 6 (3), e17960.
- Young, A. W., Hallowell, D., & Hay, D.C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception*, 16(6), 747-759.
- Zion-Golumbic, E. & Bentin, S. (2007). Dissociated neural mechanisms for face detection and configural encoding: Evidence from N170 and induced gamma-band oscillation effects. *Cerebral Cortex*, 17, 1741-1749.